環境與稻作生產
第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應
121- 134, 1999

第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應

翁仁憲
國立中興大學植物系

摘要 ---------- 122
壹、前言 ---------- 122
貳、高溫對水稻同化作用之影響及其因應 ---------- 123
參、低光照對水稻同化作用之影響及其因應 ---------- 127
肆、適合臺灣高溫低光照環境之水稻株型雛議 ---------- 129
伍、結語 ---------- 130
陸、引用文獻 ---------- 130
英文摘要(ABSTRACT) ---------- 134

第八章　高溫及低光對水稻同化作用之影響及其生理和型態之因應

翁 仁 憲
國立中興大學植物系

摘　要

水稻為熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，況且在第二期作還有日照不足的問題。以同化作用之觀點視之，提高水稻之生產能力可以從提高光合作用及減少呼吸消耗兩方面著手。葉片較厚的水稻品種，在強光下其單葉光合速率雖然較高，但在弱光下之光合能力卻較差，而且因光線較不易透過厚葉，厚葉之單位葉面積呼吸消耗量又較多，故隨著葉面積指數(LAI)之增加，其純同化率(NAR)降低之幅度較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低。氣孔密度較高及氣孔開度較大之品種，會使氣體容易進出葉片，同時促進光合作用及蒸散作用，而蒸散作用又可冷卻葉片，使光合作用不易受到高溫之抑制，呼吸消耗又不因高溫而增加。而蒸散作用需消耗水分，故需注重根的吸水力及稻體之水份通導能力。此外，由於葉片較長者只要不下垂，其冠層(canopy)會較高，故單位葉面積分布的空間會較大，使其葉面積密度降低，有利於冠層內空氣之流通及光合作用之進行，而且長而直立之上位葉也較不易被穗遮光。綜合生理及型態方面的考量，較適合於高溫及低光之環境下栽培的水稻品種，可以考慮選育具備高光合作用及低呼吸消耗，氣孔密度較高、氣孔開度較大，根發達，水分吸收、輸導能力強，高溫稔實佳，以及具有長、薄且不易下垂葉的短稈穗重型品種著手。

關鍵詞：高溫、低光照、水稻、同化作用、株型。

壹、前言

水稻為熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，如第二期作低產的主要原因便是高溫及低光照所造成（張及吳，1986）。由於作物產量是由生物產量乘以收穫指數而得，其中生物產量與作物之乾物質累積能力，也就是同化能力有關，而收穫指數則與同化產物之分配有關。由於溫度及光照對作物影響之層面很廣，對其討論難以面面俱到，本文僅就高溫及低光照對水稻之同化作用之重要影響，及其生理和型態之因應方面加以介紹。

貳、高溫對水稻同化作用之影響及其因應

植物體乾物質之中，約有 90%以上爲直接或間接來自光合作用(Zelitch, 1975)，此外，植物也進行呼吸作用，分解光合產物，以獲得植物本身代謝及生長所需之能量。影響植物耐熱性之因子很多，如在高溫下能維持其膜之穩定及蛋白質之安定是耐熱之必要條件(Taiz and Zeiger, 1991)。在高溫下呼吸速率較小者，可以減少呼吸消耗，有利於其乾物質之累積 (翁，1989; Taiz and Zeiger, 1991; Wilson and Jones, 1982)。較小的葉片較有利於散熱 (Taiz and Zeiger, 1991)，而氣孔阻抗較小 (氣孔較密或開度較大) 者，不但有利於光合作用，也有利於以葉面蒸散來降溫 (角田，1984; Taiz and Zeiger, 1991)。

一般言之，溫度對植物光合作用及呼吸作用之影響大致如圖一所示，葉片光合速率與溫度之間係屬拋物線關係，即在溫度較低時，葉片之光合速率隨溫度之升高而上升，但超過其光合最適溫後，光合速率即開始下降。而呼吸速率則是隨溫度之升高呈等比級數增加，所以在高溫下呼吸消耗會大幅侵蝕光合生產終至超越，故生長適溫通常低於光合適溫。作者之研究結果(Weng and Chen, 1987)亦顯示，當溫度從 20℃升高至 30℃時，5 種粳稻及 4 種秈稻光合速率之增加幅度分別爲 26%-42%及 18%-39%，呼吸速率之增加幅度則分別爲 116%-149%及 105%-127%。一般植物呼吸作用大致會消耗其光合產物的 30-60%，但在高溫下，由於呼吸作用旺盛，每日呼吸之消耗量會提高至其光合產物之 70-80%(Taiz and Zeiger, 1991)。在水稻方面，田中及山口(引自村田及山口，1979)亦謂熱帶水稻之呼吸消耗佔其光合作用之 40%(生育初期)至 73%(乳熟期~完熟期)。由以上結果可知，在高溫地區呼吸作用之消耗實在不容忽視，而溫度升高對秈稻呼吸之促進程度稍低於粳稻，此點可能爲其較適應高溫之一原因。

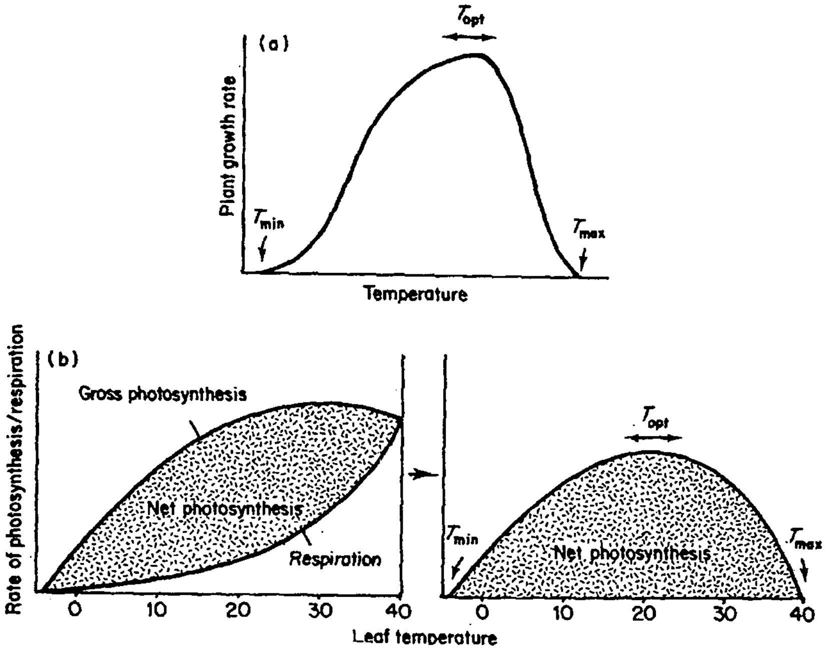

Fig. 1. The relationships of photosynthetic rate, respiration rate and growth rate to the temperature. (From Fitter and. Hay,1981)

提昇高溫地區水稻之生產能力當然可以從開源(提高光合作用)及節流(減少呼吸消耗)兩方面著手。在提高光合能力方面，作者(Weng *et al.*, 1982b,c)曾比較不同水稻品種之單葉光合速率與其生長速率(CGR)之關係，結果發現，單葉光合速率愈高之品種，在葉面積指數(LAI)較低時，其純同化率(NAR)的確較高，但隨著 LAI 之增加，其 NAR 降低之幅度卻較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低(圖二)。究其原因乃因單葉之光合速率較高之水稻品種，其葉片大多較厚(圖二所示之各品種，其單葉光合速率與比葉面積(specific leaf area，即葉面積 / 葉乾重)之相關係數爲 -0.74($P<0.01$))，單位葉面積呼吸消耗量較多。而且光較不易透過厚葉，在 LAI 較小時，因爲葉片所受到的光量較多，可以維持較高的光合速率，光合作用之收入足以凌駕呼吸消耗。但是在 LAI 較大時，因爲葉片互相遮蔽，使葉片處在低光照之環境當中，此時葉片較厚之品種不但不能發揮其高光合作用之特性，反而因爲高呼吸消耗及不易透光的特性，不利於乾物質之累積。

作者(翁及陳，1988)在臺中之試驗結果亦顯示，水稻在第一期作之營養生長期，其 CGR 係隨 LAI 之增加而直線上升，而在第二期作則其 CGR-LAI 間之斜率係隨 LAI 之增加而逐漸變緩(圖三)，其原因可能爲第二期作營養生長期之溫度較高，在 LAI 較小，冠層內之光環境尚佳時，由於光合作用旺盛，尚可彌補由高溫導致之呼吸消耗，而 LAI 增大，冠層(canopy)內之光環境變劣時，呼吸消耗之影響即逐

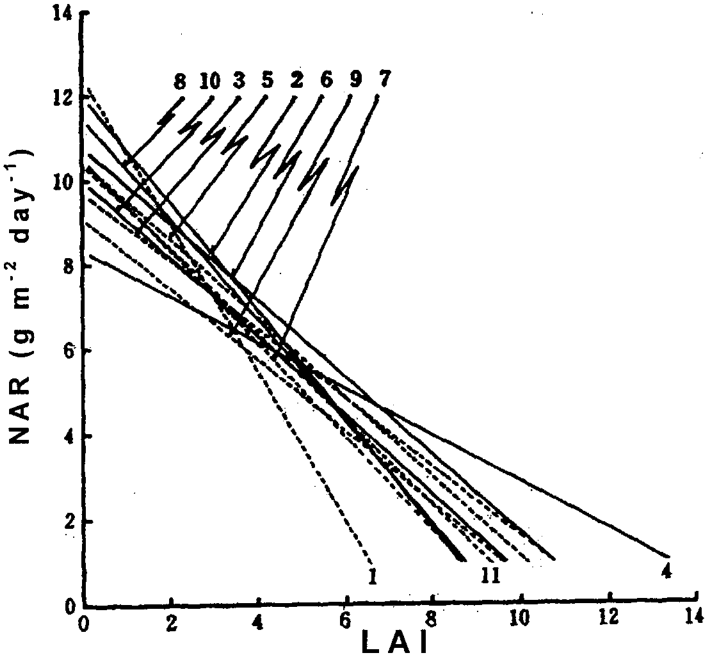

Fig. 2. Varietal differences in the relationship between leaf area index (LAI) and net assimilation (NAR). (From Weng *et al.*, 1982b).
1: CP231 dwarf (38.6); 2: CP231 (35.2); 3: Dee-geo-woo-gen (27.2); 4: Woo-gen (25.0); 5: I-kung-bau 4-2 (32.1); 6: I-kung-bau (33.9); 7: Tanginbozu (36.4); 8: Ginbozu (33.9); 9: Tsukushibare (30.4); 10: Omachi (32.0); 11: Nishihomare (31.4)。In ( ) are the photosynthetic rate of leaf (mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1})。

漸加大所致。此外，在同試驗中也發現，單葉之光合速率對第一期作 CGR 之影響很大，而第二期作則否。此點可能是光合速率與呼吸速率之間常呈正相關(Sato and Kim, 1980; Weng and Chen, 1988)，而且前已述及，當溫度升高時，呼吸速率之增加幅度遠較光合速率爲大，故在第二期作之高溫下，高光合速率之優點容易被高呼吸速率之缺點所抵銷。

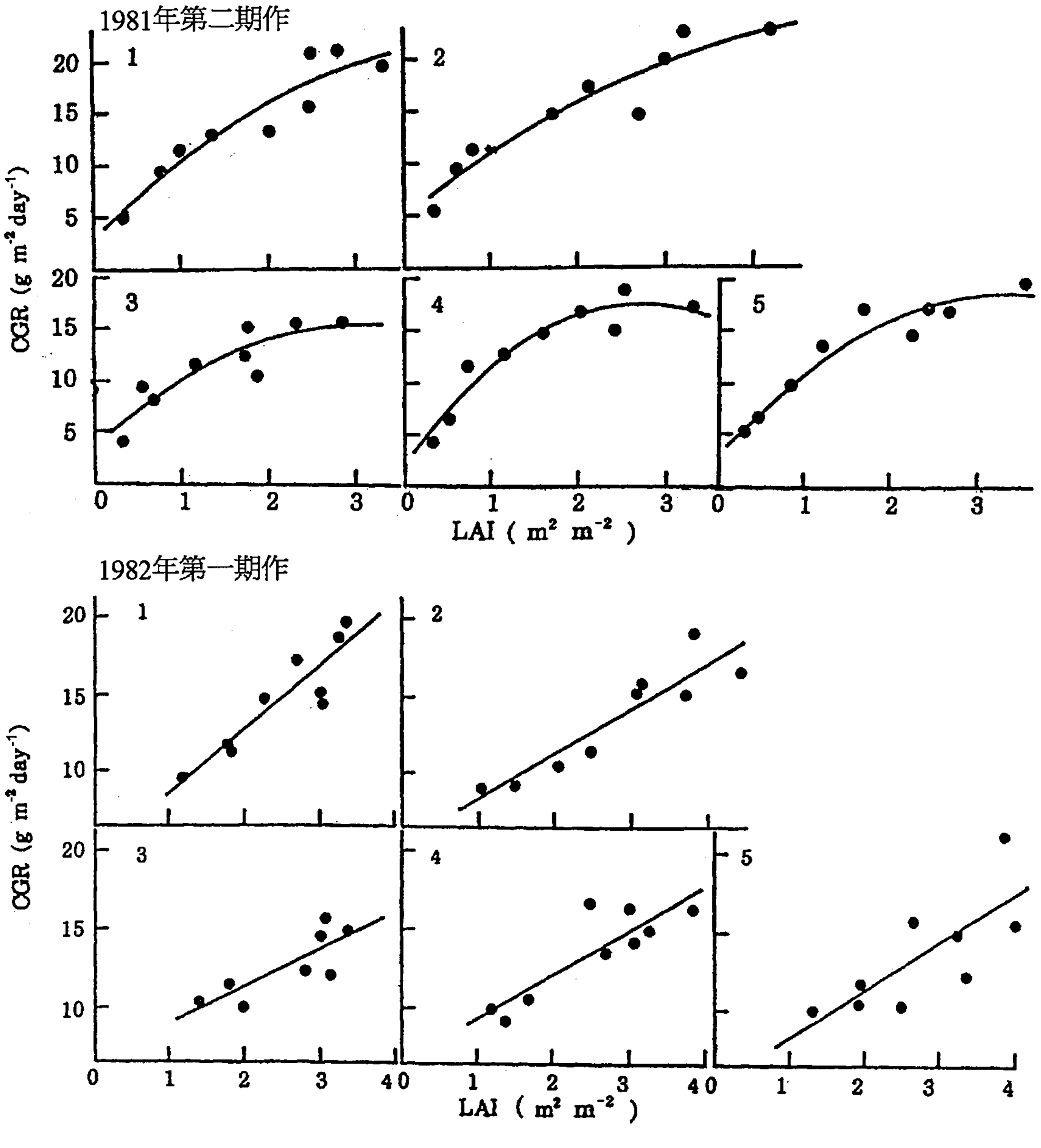

Fig. 3. The relationships between crop growth rate (CGR) and leaf area index (LAI) of rice varieties in the first (down) and second (up) crop seasons. (From 翁及陳, 1988).
1: Woo-gen; 2: Kinandan patong; 3: Taichung 65; 4: Tainan 5: 5: Tainung 67.

在另一方面，作者(Weng and Chen, 1987)又發現，當氮肥施用量增加時，水稻葉片之含氮量及光合速率均會上升，但是也會增加呼吸速率。不過卻發現若在相同的光合速率之下比較時，秈稻之呼吸速率卻較粳稻爲低(圖四)，造成此等差異之原因，可能是因爲秈稻之氣孔密度較高，以及氣孔開度較大(角田，1984; Maruyama and Tajima, 1990; Weng and Chen, 1988; Yoshida and Ono, 1978)，導致其葉片氣體通導阻力降低，使氣體容易進出葉片，同時促進光合作用及蒸散作用，而旺盛的蒸散作用又可冷卻葉片(角田，1984)，使光合作用不易受到高溫之抑制，呼吸消耗又不因高溫而增加。所以在高溫下，秈稻之光合/呼吸比較粳稻爲高(圖四)，有利於其高溫適應性。

從圖四中又可看出，臺農 67 號雖然是粳稻，但其光合作用特性卻接近秈稻。作者進一部探討又發現，秈稻之高光合作用特性與一酯酶同功酶呈遺傳聯鎖，而且可經由雜交導入粳稻之中，使之表現出高光合成能力及高產量 (Weng and Chen, 1989)。唯從臺灣栽培粳稻之酯酶同功酶之變遷中可看出，在 1972 年以前所育成之粳稻品種並不具有上述的同功酶，此同功酶在 1973 年始出現在臺灣粳稻栽培品種（臺東 27 號）中，其後在短時間內即陸續出現在臺中 187 號（1975 年），臺農 67 號（1978 年），新竹 64 號（1981 年）等著名品種中。這些品種育成後，立即席捲了全臺，至 1986 年，短短 13 年間，臺灣粳稻栽培面積之 92%已爲具有上述同功酶之品種所佔有，而且至 1991 年爲止，上述同功酶係分成四個路徑進入粳稻之中，並非經由單一路徑，此現象類似生物學上的平行進化，所以上述同功酶進入粳稻之中，係有其生理、生態學之意義，故在育種過程中，可利用酯酶同功酶（只需一粒稻穀即可檢出）當作高產之選拔指標(翁，1992)。

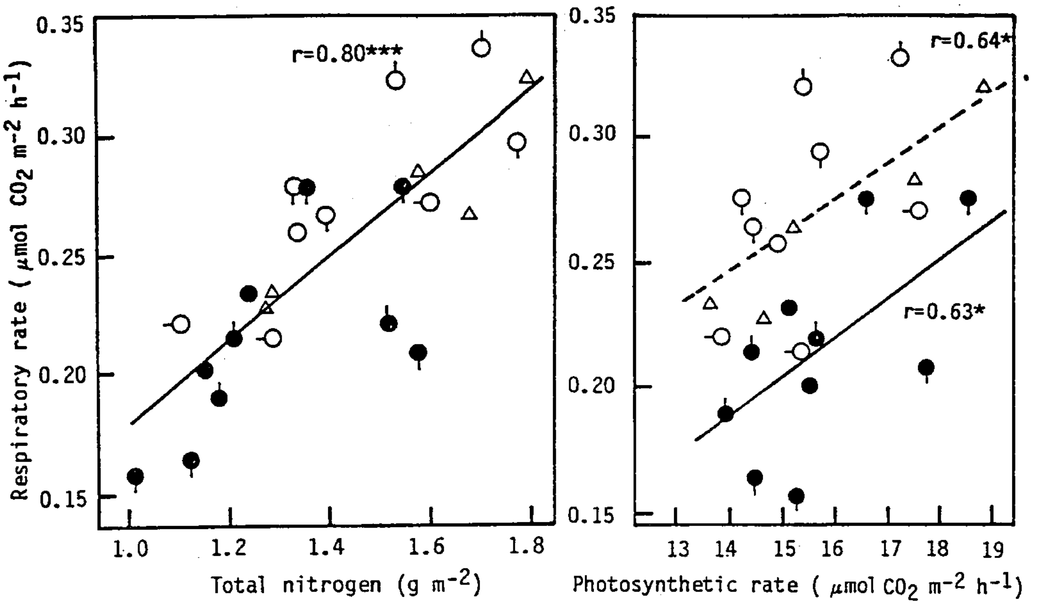

Fig. 4. The relationships of respiration rate between leaf total nitrogen content and photosynthetic rate of rice varieties. (From Weng and Chen, 1987).
Solid symbols: Indica; Open symbols: Japonica; △: Tainung 67.

此外，Tsuno and Yamaguchi (1987)指出，在高溫下，根部發達或健全與否也會影響到葉片的光合能力。理由是在高溫下蒸散作用旺盛，若根部來不及吸水，葉片缺水會引起氣孔關閉，不但抑制光合作用，同時也因蒸散作用受阻，使葉溫上升，此結果又造成光合作用之抑制及呼吸作用之增進。另外，Kurota and Kumura (1990a, 1990b) 亦指出，日本新舊水稻品種在抽穗前的單葉光合成能力並無大差別，但在稔實期則發現其光合成能力之低下程度是以舊品種較大，新品種較小，其原因亦是新品種在生育後期亦能維持較高的根活力，能充分供應葉部水分，以維持氣孔開放所致。

許多報告指出，水稻葉片的光合成能力與其氣孔導度之間成正相關 (Ishihara *et al.*, 1979; Kawamitsu and Agata,1987; Kurota and Kumura, 1990a)，氣孔導度增大不但有利於光合作用，而且也會促進蒸散作用降低葉片溫度。但是要維持高蒸散作用必須使根部健全，以及使輸導組織發達，前已述及，秈稻通常較稉稻具有較高的氣孔密度及開度，而且秈稻也有較發達的維管束 (Kishitani and Tsunoda, 1985)，所以秈稻對高溫之適應性除了與呼吸作用有關外，也與氣孔、根活性及水分輸導間有很大的關係。

另一值得注意的就是，葉面積的大小也是左右同化量之重要因子。通常溫度升高會促進葉之生長(Ishii and Kumura, 1986; Morokuma *et al.*, 1996)，但是也會抑制分櫱引起 LAI 之減少，這也是造成臺灣第二期水稻減產之重要原因 (張及吳，1986)。

近年來，由於溫室氣體排放量之增加，造成地球溫暖化，也有多位學者針對高溫及高 CO_2 對水稻之影響加以探討。Morokuma *et al.* (1996)以 400 ppm 及 660 ppm CO_2處理稉稻群落，在溫度方面，400 ppm CO_2區係控制在與外氣相同之溫度(全生育期之平均溫度爲 26℃)；600 ppm CO_2區則較外氣高 2℃，結果發現到最高分櫱期爲止。高 CO_2、高溫區之葉面積與株高均較高，但到抽穗期則無差異，抽穗日期也無差異。在乾物質累積方面，到抽穗期爲止，高 CO_2、高溫可高出 30%，到收穫期全乾物量與產量則分別只高出 6%及 7%，尙未達顯著水準。產量構成要素之中，高 CO_2、高溫區之稔實率降低了 17%，其他則無差異。此外，Kim *et al.* (1996)在日本以稉稻爲材料，Ziska *et al.* (1997)在菲律賓以秈稻 IR72 爲材料，均發現溫度增加時，CO_2 倍增對水稻產量之促進效果會漸減，其原因亦爲高溫造成不稔所致。

參、低光對水稻之同化作用之影響及其因應

光線是植物行光合作用的唯一能源，故光線的強弱會左右光合速率，況且由於葉片的互相遮蔽，即使植物冠層外部光線很強，但冠層內部許多葉片仍處於低光照之狀態，如圖五所示，在 LAI=7.5 的水稻臺農 67 號群落中，便有一半以上的葉片所處的光線強度只有外面的 25%以下。如果在高溫下，由於呼吸消耗較大，會使水稻更不耐遮陰。

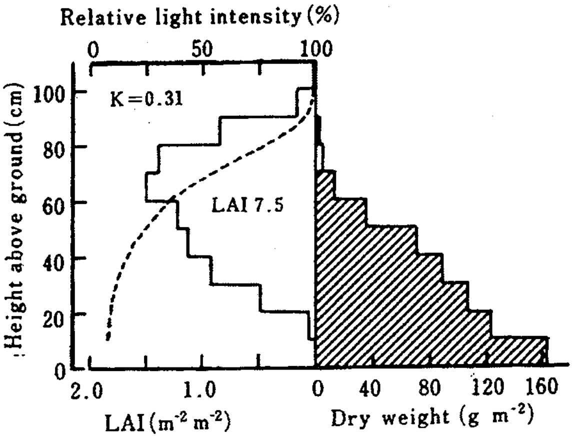

Fig. 5. The canopy structure and light attenuation of Tainung 67 at the heading stage. (From Kuroda *et al.*, 1989).

由於群落之乾物累積是其純同化率(NAR)與 LAI 的乘積，LAI 過小時固然無法提昇其生產效率，若 LAI 太大時，又會使群落內部的光環境惡化。過多的葉片好像冗員，不但生產效率低落，還會因呼吸作用消耗資源，故群落有最適葉面積指數之存在。一般而言，最適 LAI 會隨著光線強度增加而上升。乾物累積能力(CGR)也隨之增大(如圖六)。

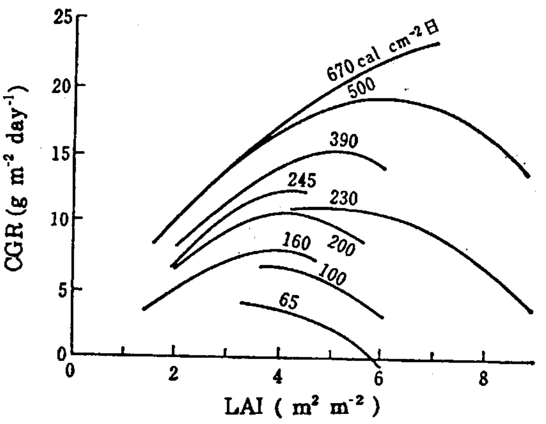

Fig. 6. The relationships between crop growth rate (CGR) and leaf area index (LAI) in various light intensity. (From Black, 1963).

植物葉片對低光度的適應，在生理方面主要是增加光合系統的光線捕捉能力，包括使光合色素含量增加及使天線系統發達，在型態方面則是使葉片變薄等(Taiz and Zeiger, 1991)。此外，如果是群落狀態時，更需考慮葉片著生角度及葉片空間排列等問題，使光線容易到達下層葉，以及使冠層中空氣容易流通，有助於 CO_2 到達葉片。

自 Donald(1968)提出作物理想型(crop ideotypes)之說法以來，短稈，具有厚、短而直立葉片的作物品種能夠獲得高產的概念即風靡全球。在水稻方面，角田(1964)之結果亦支持此種觀念。惟在現今，這些觀念有些已需要修正。在葉片著生角度方面，迄今尚大致認爲直立葉片會使光線容易進入冠層內部，有利於群落狀態作物之乾物質累積。唯作者(Weng *et al.*, 1982)以冠層上半部之葉片平均傾斜角在 68°-81°(與水平面之夾角)範圍內的 11 種水稻品種供試結果，發現葉片愈接近直立者，則當葉面積增加時，其 NAR 下降之程度愈大，造成其最適 LAI 及最大 CGR 降低之現象。此原因爲水稻係叢狀移植，若葉片完全直立，則葉片之分布空間會不平均，造成叢內葉片互相遮光之現象，反而是有某個程度傾斜，但葉片不下垂的品種，其群落內的葉片空間分布較均勻，有光線透過。此外，Wilson (1981)亦指出直立葉片是在 LAI 4 到 5 時，即很茂密的時候才有利。

在葉片厚度方面，在許多作物的確是葉片較厚者具有較高的單葉光合速率，在水稻亦是如此(Hayashi *et al.*, 1977; Weng *et al.*, 1982)。但是如前面所述，在植物生理的觀點上，較薄的葉片是有利於弱光下的光合作用。林(1972)即指出，厚葉的有利性是隨著光度的降低而減少。前已述及，作者(Weng *et al.*, 1982) 亦發現，葉片較厚的水稻品種，在強光下其單葉光合速率的確較高，在 LAI 較低時是能維持較高的 NAR，但因光線較不易透過厚葉，而且厚葉之單位葉面積呼吸消耗量較多，故隨著 LAI 之增加，其 NAR 之降低幅度卻較大，導致其在繁茂狀態下之乾物累積能力降低(圖二)。

此外，由於葉片較長者，其冠層會較高，故單位葉面積分布的空間會較大，使其葉面積密度 (leaf area density, LAD)降低，有利於冠層內空氣之流通(武田等，1979)。Takeda *et al.* (1983)比較了 12 個水稻品種在抽穗前 20 日間之乾物質累積能力時，發現其與 LAD 成顯著之負相關。Kuroda *et al.* (1989)以短稈的水稻品種－

日本晴與臺農 67 號比較結果也發現，臺農 67 號之稈較長，葉面積分布空間較大，有利於氣體擴散，可維持較高的光合速率，其冠層內又可維持較高的 CO_2 濃度。此外由於水稻的穗部對光合作用的貢獻很少，如果上位葉太短，則其葉片容易遭受到稻穗之遮光不利於光合作用。

由以上結果可知，長而薄的葉片有利於弱光下的光合作用，但是其缺點就是容易使葉片下垂，但是從實際上觀察得知，長而薄的葉片也並非一定是容易下垂(圖七)，所以選拔葉片長而薄但不易下垂的品種是有利於生產。

稈的長度也是左右水稻株高及葉片空間分布之重要因子，Kurota *et al.* (1989)即指出，在抽穗前臺農 67 號與日本晴之株高並無大差異，但在抽穗後，由於臺農 67 號之稈較長而使葉面積密度較低，有利於乾物質累積。但是長稈品種之最大缺點即是容易倒伏，而且稈之伸長會與穗競爭光合產物，不利於穀實生產，所以如何取得平衡點是值得考慮的問題。

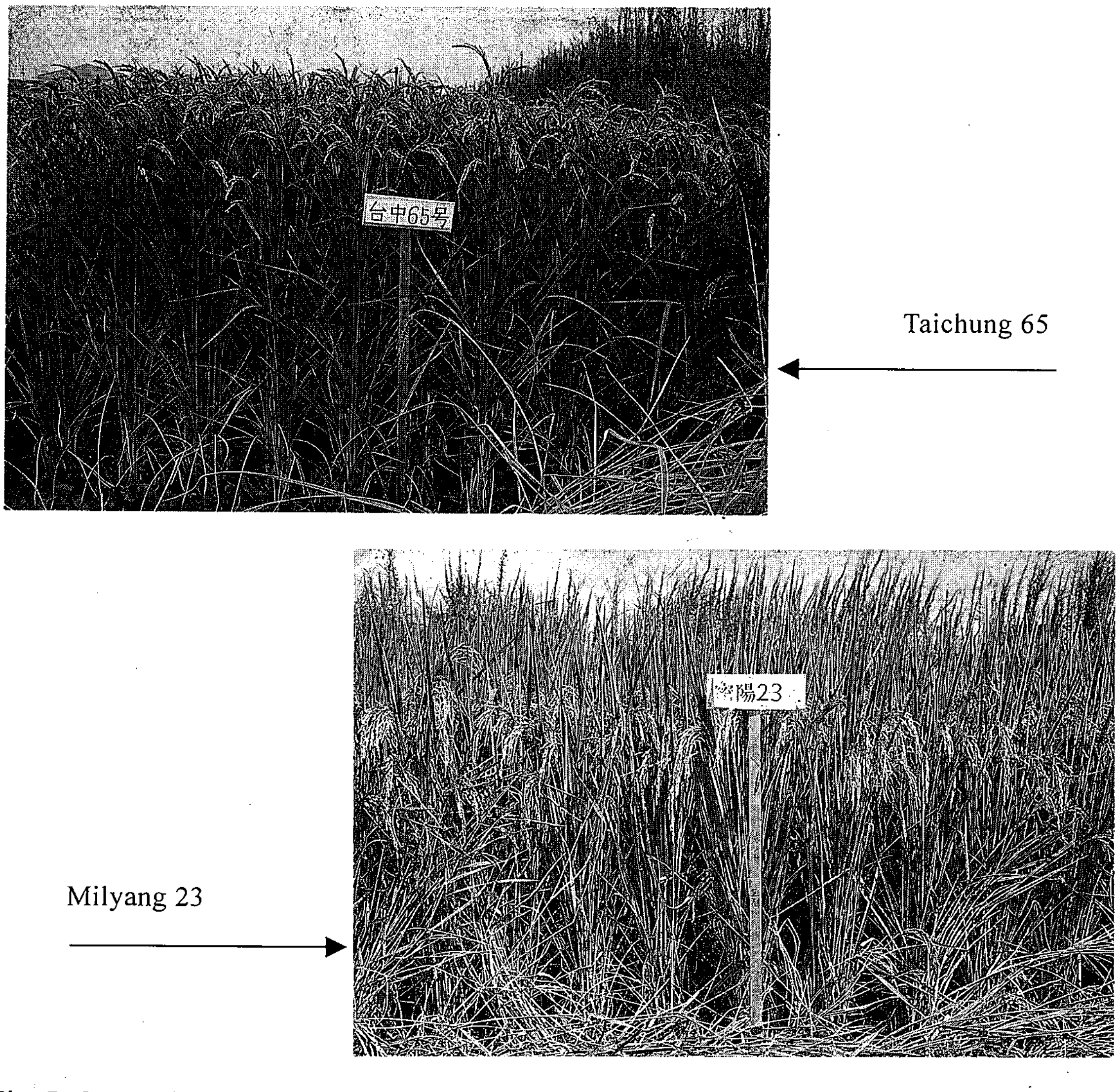

Fig. 7. Comparison of plant height, leaf length and panicle position of new (Milyang 23, right) and old (Taichung 65, left) rice varieties.

肆、適合臺灣高溫低光照的水稻株型雛議

前面已對適合低光照之株型加以介紹，臺灣二期作的高溫抑制水稻分蘗，導致 LAI 低下亦爲其低產之重要原因，此點已有很多學者加以探討。但若從另一個角度去思考，葉面積不足的問題是否可以從選拔葉片較長但不易下垂的品種著手，穗數不足的的問題是否可以選拔穗重型品種來解決。有關葉片長度的問題在前面已加以探討，在此則針對穗重品種加以探討。

穗重型品種之分蘗較少，容易發生葉面積不足的問題，解決之道前段已有說明。穗重型品種另一個問題就是稔實率較差的問題，穗重型品種之特徵就是每穗的粒數較多，每穗的粒數愈多就愈容易發生爭奪養分的問題。在授粉後穎花發育初期，若無法獲得充分養份，則穎果很容易退化，造成空穎或死米。爲了避免此種情形，在抽穗期就已儲存在葉鞘及及稈內的非構造性碳水化合物(TNC)就扮演了重要的角色，可以在短時間內供應大量養分至穗部，使穎果之初期發育較完全，受容(sink)能力增加(Tsukaguchi *et al.*1996; Weng, 1982a)，提高穗實率(Sumi *et al.*, 1996; Weng *et al.*, 1982a; 翁及陳，1984)。有多位學者(林及戴，1979; 翁及陳，1984; 鄭，1972; 魏及劉，1984)指出，臺灣二期作抽穗期 TNC 含量較低也是造成減產的重要原因。

增加抽穗期 TNC 含量之方法，可由增進抽穗前之乾物質累積能力及減少稈之競爭著手。作者(Weng *et al.*, 1986)曾比較九個不同的水稻品種之稈長及 TNC 含量，發現兩者之間呈顯著之負相關，再以 GA3 處理抽穗前的水稻也發現稈增長、TNC 降低之現象，所以，進入生殖生長期時，節間伸長程度較低之短稈品種有利於 TNC 的累積。不過短稈品種是否會因爲株高過低使葉片分布空間變小，影響其同化作用?答案是否定的，作者曾比較日本的水稻品種，在供試的八個品種中，其在最高分蘗期之株高與抽穗後稈長的比，可從 0.9 至 1.35，由於抽穗前的株高大致取決於葉片長度，所以可以選育葉較長但不易下垂之品種，如此就可以使冠層高度提昇。上述株高/稈長比較高的品種，由於有利於同化作用又可減少因稈伸長而耗費之養分，所以在抽穗期的確能累積較多的 TNC (Weng *et al.*, 1984)。

Kurota *et al.* (1989)曾指出，臺農 67 號之稈較長，使其葉片之分布空間較大，有利於氣體擴散，可維持較高的光合速率，但是長稈品種容易倒伏，而且稈之伸長會與穗競爭光合產物，不利於穀實生產。但如圖七所示，以韓國之近代高產品種－密陽 23 號與臺中 65 號比較結果，其稈雖較短，但是具有長而直立的葉片，故其葉片分布之空間與臺中 65 號相近。但是因爲稈的縮短，不但節省材料，可將剩下的光合產物分配至穗部，使收穫指數增加，而且臺中 65 號之穗與上位葉高度相同，造成葉片被遮光，影響光合作用，而密陽 23 號則無此現象。

穗重型品種之另一個問題就是因爲穗較大，容易倒伏，需要增加稈的支撐力。但是依物理學之楊氏係數，圓柱的支撐力係與其直徑的三次方成正比，故當圓柱的材質相同時，若直徑增加一倍，其材料係以半徑倍數的平方在增加，故增加了四倍，但是支撐力則增加了直徑倍數的三次方是爲八倍。所以若單純從力學上來考量，粗稈而少穗的品種其支撐力會比細稈而多穗的品種來得大。況且，稻稈爲空心柱，直徑增加時其材料的增加會較實心柱少，故當兩支穗合併成一穗時，若稻稈直徑增加，其支撐力倍增所需之材料應該是小於兩支稈合併之材料，多餘的同化產物便可分配至穗部，使收穫指數增加。

伍、結　語

水稻爲熱帶原產之作物，雖然性喜高溫，但在臺灣之氣候條件下仍然會因溫度過高而影響其產量，以同化作用之觀點視之，提高水稻之生產能力可以從開源提高光合作用及減少呼吸消耗兩方面著手。若從生理及型態方面綜合考量，具備高光合作用及低呼吸消耗，氣孔密度較高、氣孔開度較大，根機能，水分吸收、輸導能力強，高溫稔實佳，以及具有長、薄且不易下垂葉的短稈穗重型品種可能是較適合於高溫及低光之環境。

陸、引用文獻

村田吉男、山口淳一. 1979. 光合成と物質生產. 光合成の機作. pp. 203-213. 共立出版社，東京.

林健一. 1972. 水稻品種の日射エネルギー利用效率. 農技研報 D23: 1-66.

林美麟、戴國興. 1979. 屏東地區一、二期稻作光合成物質聚積之變化及其稻穗成長過程之比較研究. 科學發展月刊 7(4): 394-400.

角田重三郎. 1964. 作物の多收性の研究. 日本學術振興會.

角田重三郎. 1984.イネの生物學. 化學と生物 22: 688-694.

武田友四郎、廣田修、岡三德. 1979. 水稻個體群の草高の違いが群落光合成に及およぼす影響，數值試驗. 日作紀 48(別 2): 101-102.

翁仁憲、陳清義. 1984. 臺灣水稻之光合成作用、物質生產及穀實生產特性. 第 1 報 1, 2 期作水稻之物質生產與穀實生產特性. 中華農學會報 新125: 4-14.

翁仁憲、陳清義. 1988. 臺灣水稻光合作用. 物質生產及穀實生產特性. 第 4 報 生長率與葉面積指數之關係. 中華農學會新報 143: 38-47.

翁仁憲. 1989. 溫度對蔬菜光合作用及呼吸作用之影響. 第二屆設施園藝研討會專集. 209-217.

翁仁憲. 1992. 臺灣稉稻栽培品種脂酶同功酶之變遷. 中華農學會報 新 160: 63-72.

張學琨、吳育郎. 1986. 臺灣第二期水稻低產原因及改進措施. 四十年來臺灣地區稻作生產改進專輯. pp. 55-64. 黃正華獎學金基金會.

鄭雙福. 1972. 高雄地區第一、二期水稻生育過程碳水化合物聚積與分佈之比較研究. 屏東農專學報 13: 1-16.

魏夢麗、劉大江. 1984. 期作間水稻光合成物質生產、分配及產量之比較. 稻作區域與期作性低產及增產措施之研究. pp. 143-152. 臺灣省農業試驗所特刊第 16 號.

Black, J. N. 1963. The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterranean* L.). Aust. J. Agr. Res. 14: 20-38.

Bouhache, M., and D. E. Bayer. 1993. Photosynthetic response of flooded rice (*Oryza sativa*) and three Echinochloa species to changes in environmental factors. Weed Sci. 41: 611-614.

Donald, C. M. 1968. The breeding of crop idotypes. Euphytica 17: 385-403.

Fitter, A. H. and R. K. M. Hay. 1981. Environmental physiology of plants. pp. 171-178. Academic Press, New York.

Hayashi, K., T. Tamamoto and M. Nakagahra. 1977. Genetic control for leaf photosynthesis in rice, *Oryza sativa* L. Japan J. Breed. 27: 49-56.

Ishihara, K., O. Iida, T. Hirasawa and T. Ogara. 1979. Relationship between

nitrogen content in leaf blades and photosynthetic rate of rice plants with reference to stomatal aperture and conductance. Japan J. Crop Sci. 48: 543-550.

Kawamitsu K. and W. Agata. 1987. Varietal difference in photosynthetic rate, transpiration rate and leaf conductance for leaves of rice plants. Japan J. Crop Sci. 56: 563-570.

Ishii Y. and A. Kumura. 1986. The growing process of each part of rice plants as afflected by temperature in the period of young panicle development. Japan J. Crop Sci. 55: 420-426.

Kim, H. Y., T. Horie, H. Nakagawa and K. Wada. 1996. Effects of elevated CO_2 concentration and high temperature on growth and yield of rice. II. The effect on yield and its components of Akihikari rice. Jpn. J. Crop Sci. 65: 644-651.

Kishitani S. and S. Tsunoda. 1985. Differences in the photosynthetic response to air humidity among rice varieties with special reference to the xylem-vessel size. Jpn. J. Breed. 35: 268-274.

Kuroda E. and A. Kumura. 1990a. Difference in single leaf photosynthesis between old and new rice varities. I. Single-leaf photosynthesis and its dependence on stomatal conductance. Japan J. Crop Sci. 59: 283-292.

Kuroda E. and A. Kumura. 1990b. Difference in single leaf photosynthesis between old and new rice varities. II. A physiological basis for the difference in stomatal conductance between varieties. Japan J. Crop Sci. 59: 293-297.

Kuroda E., T. Ookawa and K. Ishihara. 1989. Analysis on difference of dry matter production between rice cultivars with different plant height in relation to gas diffusion inside stands. Japan J. Crop Sci. 58: 374-382.

Maruyama, S. and K. Tajima. 1990. Leaf conductance in japonica and indica rice varieties. I. Size, frequency and aperture of stomata. Japan J. Crop Sci. 59: 801-808.

Morokuma, M., M. Yajima and S. Yonemura. 1996. Effects of elevated CO_2 concentration and warming on growth and yield of rice. Jpn. J. Crop Sci. 65: 222-228.

Sato K. and J. M. Kim.1980. Relationships between environmental condition and production and consumption activities of individual leaves in the population of rice plant in a paddy field. IV. Leaf positional and seasonal changes in the rates of net photosynthesis and dark respiration in paddy field of different plant spacing and fertilization. Japan J. Crop Sci. 49: 263-269.

Sumi, A., S. Hakoyama, J. H. Weng, W. Agata and T. Takeda 1996. Analysis of plant characteristics determining ear weight increase during the ripening period in rice (*Oryza sativa* L.). II. The role of the reserved carbohydrate at heading stage upon the receptive efficiency of assimilation products in spikelet. Jpn. J. Crop Sci. 65: 214-221.

Takeda T. M. Oka and W. Agata. 1983. Characteristics of dry matter and grain production of rice cultivars in the warmer part of Japan. Japan J. Crop Sci. 52: 299-306.

Taiz, L. and E. Zeiger. 1991. Plant physiology. Benjamin/Cummings publishing Co. Inc. New York. pp.179-291, 354-355.

Tsukaguchi T., T. Horie and M. Ohnishi. 1996. Filling percentage of rice spikelets as affected by availability of non-structural carbohydrates at the initial phase of grain filling. Japan J. Crop Sci. 65: 445-452

Tsuno Y. and T. Yamaguchi. 1987. Relationships between respiratory rate of root and temperature modulated photosynthesis in rice plant and the factors concerning the respiratory rate of root. Japan J. Crop Sci. 56: 536-546.

Weng, J. H., T. Takeda, W. Agata and S. Hakoyama. 1982a. Studies on dry matter and grain production of rice. I. Influence of the reserved carbohydrate until heading stage and the assimilation products during the ripening period on grain production. Japan J. Crop Sci. 51: 500-509.

Weng, J. H., T. Takeda. W. Agata and S. Hakoyama. 1982b. Studies on dry matter and grain production of rice plants. II. Varietal differences in dry matter productivity before the heading stage. Japan J. Crop Sci. 51: 510-518.

Weng, J. H., T. Takeda, W. Agata and S. Hakoyama. 1982c. Studies on dry matter and grain production of rice plants. III. Analysis of dry matter productivity before heading stage. Japan J. Crop Sci. 51: 519-528.

Weng, J. H., W. Agata and T. Takeda. 1986. Studies on dry matter and grain production of rice plants. IV. Varietal difference of total carbohydrate content at heading stage. Japan J. Crop Sci. 55: 201-208.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1987. Differences between Indica and Japonica rice varieties in CO_2 exchange rates in response to leaf nitrogen and temperature. Photosynthesis Res. 14: 171-178.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1988. Stomatal frequency associated with an esterase band in rice genotypes. Rice Genetic Newsletter Vol.5: 63-65.

Weng, J. H. and C. Y. Chen. 1989. Photosynthetic ability, grain yield and an esterase band in rice genotypes. Euphytica 42: 265-268.

Wilson 1981. 引自 K. J. Fery 著，林富雄譯，提高作物產量之育種方法. 科學農業 33(7-8): 243-247.

Wilson, D. and J. G. Jones. 1982. Effect of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yields of *Lolium perenne* cv.、S23. Ann. Bot. 49: 313-320.

Yoshida, T. and T. Ono. 1978. Environmental differences in leaf stomatal frequency of rice. Japan J. Crop Sci. 47: 506-514.

Zelitch, I. 1975. Improving the efficiency of photosynthesis. Science 188: 626-633.

Ziska, L. H., O. Namuco, T. Moya and J. Quilang. 1997. Growth and yield response of field-grown tropical rice to increasing carbon dioxide and air temperature. Agron. J. 89: 45-53.

Environment and Rice Production
Chapter 8 The Effects of High Temperature and Low Illumination on Assimilation of Rice Plants and Its Physiological and Morphological Strategies in Response
121 - 134, 1999

Chapter 8 The Effects of High Temperature and Low Illumination on Assimilation of Rice Plants and Its Physiological and Morphological Strategies in Response

Jen-Hsien Weng
Department of Botany, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan 402, ROC

ABSTRACT

High temperature and low solar radiation are the climatic characteristics of Taiwan. These environmental conditions would reduce the photosynthesis and increase the respiratory consumption, and are disadvantageous to the productivity of rice plants. It was reported that varieties with lower respiratory rate could decrease the respiratory consumption. Varieties with longer, thinner and erect leaves provides better light and air transmission to canopy. Varieties with higher stomatal density and opening and physiological activity in root system have advantages in photosynthesis and transpiration. For breeding purposes, it is suggested to select the varieties with the aftorementioned physiological and morphological characteristics. Characters such as lower sterility, short culm, and grester panicle weight are appropriate strategies for rice in response to conditions of high temperature and low illumination.

Key words: High temperature, Low illumination, Assimilation, Rice plants, Plant type.